

DÉCLIN DES GENRES DE CONIFÈRES TROPICAUX DANS LE TEMPS ET L'ESPACE

par A. AUBREVILLE

J'ai pris pour cette note un titre inspiré de celui du livre fondamental de Rudolf FLORIN « The Distribution of Conifer and Taxad Genera in time and space » (1963) parce que des arguments essentiels de ma thèse n'auraient pu être mis en lumière sans cette remarquable synthèse de R. FLORIN, et que c'était un moyen de le rappeler. Déjà j'avais dégagé de ce livre des constatations générales¹ qui, si elles n'étaient pas entièrement nouvelles, trouvaient dans ce vaste tableau biogéographique des temps présents et tertiaires des conifères du monde entier, une précision et une confirmation dont j'appréciais la valeur. Je rappelle brièvement que se dégageait cette division du groupe systématique des Conifères en deux flores distinctes réparties en deux zones sensiblement séparées par la bande équatoriale, une flore boréale (laurasienne) et une flore australe (gondwanienne), avec quelques infiltrations de l'une dans l'autre qui ne pouvaient contredire le schéma d'ensemble. J'avais même tenté une explication d'ordre cosmique et de dynamique des grands groupes floristiques sur laquelle je reviendrai plus loin. Ce que j'avais aussi retenu c'est que contrairement à une opinion largement répandue chez les botanistes, et en particulier chez les forestiers, les genres de Conifères tropicaux et subtropicaux sont plus nombreux que ceux des régions tempérées et froides. Comment pourrait-on ne pas être impressionné par l'extension considérable des résineux dans les pays froids jusque dans la zone périarctique, où ils règnent dans un empire incontesté dont quelques chétifs bouleaux soulignent encore par contraste la prééminence. Dans les pays tempérés eux-mêmes, où la forêt naturelle (climacique) est, à basse et moyenne altitude, la forêt feuillue, les résineux prennent aussi une grande importance territoriale et physionomique sur laquelle je reviendrai plus loin. En opposition, les botanistes pouvaient prospecter les immenses forêts guinéo-congolaises et amazoniennes, les plus grandes du monde, sans jamais voir un quelconque conifère, même disgrâcié, dans la Nature tropicale. La synthèse de FLORIN

1. Vues d'ensemble sur la géographie et l'écologie des Conifères et Taxacées à propos de l'ouvrage de R. FLORIN, *Adansonia*, 4, 1 (1964).

obligeait à revenir sur ces trompeuses impressions premières, dues à des connaissances incomplètes de biogéographie.

Sur le terrain même, j'eus l'occasion au cours d'une étude en Nouvelle-Calédonie d'observer l'existence d'une très riche et exceptionnelle flore de genres tropicaux de Conifères ayant le caractère de reliques tertiaires ou plus anciennes même, qui spatialement n'occupait au total qu'une petite place, mais qui était la preuve vivante de la persistance dans le monde d'une riche flore tropicale des Conifères. Elle vient de faire l'objet d'une révision systématique de D. J. DE LAUBENFELS dans un fascicule sur les Gymnospermes de la « Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances » paru il y a quelques semaines. L'auteur y a décrit 15 genres et 44 espèces.

Nos opinions courantes sur la place réelle des Conifères dans la Flore mondiale doivent donc être révisées. Les étendues considérables de ces pins, sapins, épicéa, etc., qui ont une telle importance pour notre vie économique et dans nos paysages familiers, non plus d'ailleurs que l'immensité complémentaire des forêts feuillues tempérées et tropicales, ne doivent nous faire oublier cette flore archaïque de Conifères tropicaux. Celle-ci au contraire nous pose des interrogations que nous ne pouvons éluder par le silence. Les analyses de FLORIN, comme nos observations personnelles sur le terrain dans nombre de pays tropicaux, nous ont amené à considérer ces genres vivants de Conifères tropicaux et subtropicaux comme les vestiges d'une flore tropicale de Gymnospermes qui était à son apogée à l'ère mésozoïque à l'âge des dinosaures et qui perdit sa supériorité numérique et spatiale au cours de la période tertiaire où elle se trouva aux prises avec l'expansion, finalement victorieuse, des Angiospermes de la flore moderne. La vigueur, la ténacité, en un mot la vitalité de la flore angiospermique tropicale, devait lui permettre d'anéantir la flore des Gymnospermes, sauf dans quelques stations refuges et quelques exceptions. Celle-ci cependant conservait son emprise et un considérable pouvoir d'expansion dans les régions froides et les montagnes des zones tempérées d'où les Angiospermes mal armées contre les froids des hivers ne purent les déloger. Cette lutte sourde entre deux groupements majeurs du règne végétal, animée aussi par les bouleversements tectoniques et physiographiques de l'écorce terrestre des temps géologiques, dure donc depuis 125 millions d'années, peut-être plus¹. Elle n'est pas tout à fait terminée : tous les Conifères tropicaux ne sont pas éliminés. Nous assistons aujourd'hui encore, sans bien nous en rendre compte en raison de la brièveté de nos observations dans le temps, à des épisodes de cette lutte pour la possession par les flores d'une grande partie de la Terre, celle à basse et moyenne altitude des zones tropicales et tempérées. Elle est en vérité déjà jouée, irréversiblement, en grande partie, sauf dans quelques positions isolées où des Conifères physiologiquement remarquablement résistants ou favorisés par l'environnement, ou encore par effet de l'action anthropique, continuent à se maintenir et apportent toujours quelque diversité morphologique et physiologique

1. Au Jurassique on estime que les Conifères comptaient plus de 20 000 espèces. Aujourd'hui le nombre des espèces vivantes serait de l'ordre de 600 (DEBAZAC).

dans un règne végétal dans l'ensemble structurellement assez monotone.

C'est la thèse que nous voudrions maintenant soutenir en nous servant d'abord des analyses de FLORIN, puis de nos propres observations sur le terrain, en terminant par une hypothèse qui pourrait expliquer la disposition générale des aires des Conifères tropicaux et subtropicaux, hypothèse liée à celle que j'ai déjà exposée précédemment mais modifiée en tenant compte des récentes théories sur la formation des océans et du déplacement relatif des plaques constituant l'écorce terrestre.

GROUPEMENT DES GENRES DE CONIFÈRES TROPICAUX¹

La distribution de ces Conifères n'est pas homogène. C'est une constatation qui ressort des cartes de FLORIN. Les genres se groupent très inégalement. Il y a deux groupements primordiaux qui ressortissent avec évidence du tableau I que j'ai établi d'après les aires géographiques de FLORIN. Un groupement indo-chinois centré sur le sud de la Chine et l'Indochine, avec des irradiations sur des pays voisins situés dans la zone tempérée, Japon notamment. Nous y avons inscrit 27 genres. Il compte plusieurs genres de la flore des zones tempérées voisines, tels *Pinus*, *Picea*, *Abies*, etc. Il est incontestable qu'il y a des espèces tropicales de *Pinus* en Asie du Sud-Est. Ce genre est un de ceux qui chevauchent très nettement les zones tempérées, subtropicales et tropicales. On a l'habitude en Europe d'estimer que les pins caractérisent les zones tempérées. Ce n'est que partiellement exact quand on sait qu'un centre très important d'espèces de *Pinus* est mexicain, en zone certes montagnarde, mais sous un climat subtropical.

Le second groupement important, le plus caractéristique, se place en Indomalaisie et en Mélanésie. Nous l'avons étendu à toute l'Australie, à la Nouvelle-Zélande et à la Tasmanie, bien que ces deux derniers pays ne soient pas subtropicaux. Mais la flore des Conifères de toutes ces régions australes a incontestablement une certaine similitude, c'est pourquoi nous n'avons pas établi de séparation entre l'Indonésie et la Nouvelle-Zélande quant aux groupements de Conifères. Des genres tasmaniens comme *Athrotaxis*, des espèces de *Phyllocladus*, *Dacrydium*, habitent la forêt dense tempérée froide à *Nothofagus*. Cependant, le genre *Phyllocladus* est aussi répandu en zone équatoriale : Nouvelle-Guinée, Célèbes, N. Bornéo, et tropicale : Philippines. *Dacrydium* est caractéristiquement indomalais et mélanésien, bien qu'il soit également extra-tropical au Chili, Nouvelle-Zélande et Tasmanie. Il y a donc une anomalie dans la répartition de certains genres de Conifères de la flore australe, une dissymétrie inexpliquée

1. Nous avons remplacé la désignation correcte de « zone tropicale et subtropicale » par celle de « zone tropicale » dans un but de simplification. La limite de cette zone tropicale au sens très large serait pour nous d'environ 40° N et S. Les aires des plantes ne coïncident pas toujours exactement à nos divisions cosmiques de la Terre. Elles les chevauchent occasionnellement. Il faut se contenter, à l'échelle de nos recherches, d'approximations acceptables quand elles ne perturbent pas fondamentalement des conceptions bioclimatologiques rationnelles.

entre la floristique et l'écologie. Nous jugeons préférable de considérer que tous ces genres appartiennent à une même flore australe d'origine tropicale dont certains éléments se sont maintenant adaptés à des climats tempérés, à la suite de vicissitudes climatiques elles-mêmes dues aux déplacements crétacés, anté- et post-crétacés des continents.

Ainsi compris, le groupement rassemble 21 genres. Le genre *Pinus* n'y est que très faiblement représenté sur ses limites, à Sumatra et aux Philippines.

Les Conifères américains peuvent être groupés en 3 ensembles géographiques. L'un, nord-américain, compte 6 genres (un seul endémique). Un second particulier à l'Amérique Centrale et aux Antilles en réunit 3 (aucun endémique). Le troisième, le plus curieux au point de vue biogéographique, en comprend 7, qui se concentrent en grande partie sur le versant pacifique du Chili, sous un bioclimat de type plutôt méditerranéen que subtropical. Mais on ne peut éviter le rapprochement, en dépit de la considération des diastèmes énormes, entre les espèces chiliennes d'*Araucaria*, *Podocarpus*, *Dacrydium*, et la flore nettement tropicale correspondante de l'Indonésienaisie.

Au total il faudrait inscrire au compte de la flore américaine 15 genres d'affinités subtropicales dont seulement 3 endémiques au Chili, et un seul en Amérique du Nord.

L'Afrique est beaucoup plus pauvre encore avec 4 genres. Un seul genre est endémique, *Widdringtonia*, très proche d'ailleurs de *Cupressus*. Une unique espèce du genre *Juniperus* de la flore boréale tempérée a émigré profondément en Afrique orientale, en suivant les hautes montagnes de direction générale nord-sud qui bordent le continent à l'Est. Le vide en Conifères entre l'Afrique et la Birmanie peut être noté. L'Inde en particulier, sauf sur les pentes de l'Himalaya, n'a pas de Conifères. Dans l'Himalaya, des peuplements purs de pins apparaissent au-dessus de la forêt feuillue vers 1 500 m, puis, plus haut, jusqu'à 3 600 m, dominant les Conifères typiques des zones tempérées, *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Cedrus*, *Cupressus*, *Taxus*, *Tsuga*. Ce ne sont plus des genres tropicaux.

Une prépondérance très nette en diversité et nombre des genres est donc acquise à l'Asie du Sud-Est prolongée par l'Indonésie et la Mélanésie. Certains pourraient voir dans ce fait un argument en faveur d'une thèse de l'origine des Conifères, et, *mutatis mutandis*, des Angiospermes qui leur ont succédé, dans les bassins versants de l'Océan Pacifique. Mais pour avoir une opinion sérieusement étayée sur les problèmes des lointaines origines, il faut tenir compte des faits paléontologiques connus, et beaucoup restent à connaître.

Pour donner une impression visuelle d'ensemble de l'extraordinaire hétérogénéité de la distribution des Conifères tropicaux nous avons, dans une figure (n° 1) sur le fond de la carte des continents, retracé toutes les limites des aires reliques des genres des Conifères tropicaux, telles qu'elles furent dessinées par FLORIN. De cette juxtaposition apparaît l'extraordinaire foisonnement des genres du sud-est asiatique avec un prolongement australo-papou. Pour éviter une trop grande confusion qui nuirait à ce genre

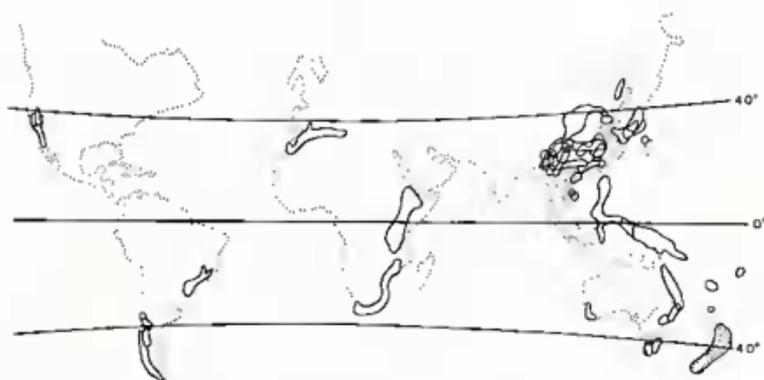


Fig. 1. — Juxtaposition des aires reliques (26) des genres de la zone « tropicale », montrant leur foisonnement sino-indonésien et mélanaisien et faisant ressortir la pauvreté de l'Amérique du sud et de l'Afrique en semblables aires résiduelles. Aires d'après les cartes publiées par R. FLORIN.

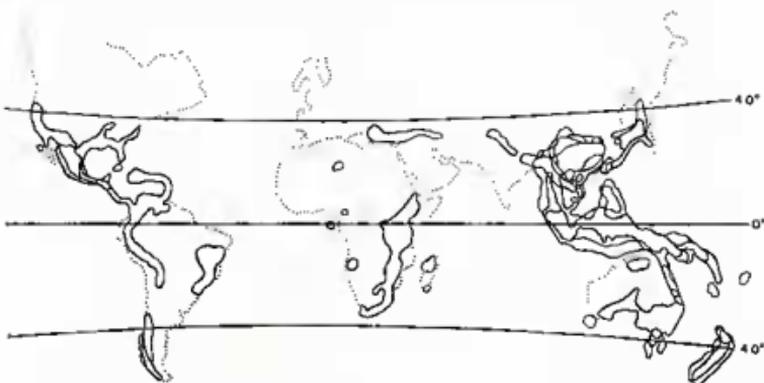


Fig. 2. — Juxtaposition montrant l'importance de quelques genres « tropicaux » à aires australes étendues et disjointes, particulièrement *Agathis*, *Dacrydium*, *Podocarpus* (celui-ci sur tous les continents), *Callitris* et parmi les genres de l'hémisphère boréal : *Cunninghamia*, *Cupressus*, *Keteleeria*, *Cephalotaxus*, *Taxodium*

inusité de démonstration, nous avons marqué sur une deuxième figure (n° 2) les limites des aires de ceux qui sont largement répandus dans le monde. Un foisonnement sud-est asiatique et australo-papou est également caractéristique. Sur cette figure 2, la place du genre austral pancontinental *Podocarpus* est prépondérante.

TABLEAU I
GROUPEMENTS DES GENRES DE CONIFÈRES TROPICAUX

GROUPEMENT SING-INDOCHINOIS	GROUPEMENT INDO-MÉLANAISIE (INCL. AUST., TASS., NE-Z.)	AFRIQUE	GROUPEMENT NORD-AMÉRICAIN
<i>Cup.</i> Calocedrus Platycladus Chamaecyparis (+ Jap.) Fokienia	<i>Cup.</i> Callitris Libocedrus Papuacedrus Neocallitropsis Actinostrobus Diselma Octoclinis	<i>Cup.</i> Widdringtonia Juniperus Cupressus	<i>Cup.</i> Cupressus Calocedrus Chamaecyparis (p)
<i>Taxod.</i> Metasequoia Glyptostrobus Cryptomeria (+ Jap.) Taiwania Sciadopitys (Jap. s)	<i>Taxod.</i> Atrotaxis	<i>Pod.</i> Podocarpus	<i>Taxod.</i> Taxodium
<i>Podo.</i> Dacrydium Podocarpus Dacrycarpus Cunninghamia	<i>Podo.</i> Podocarpus Decussocarpus Dacrycarpus Dacrydium Acropyle Microcachrys Microstrobus Phyllocladus		<i>Tax.</i> Torreya <i>Pin.</i> Pseudotsuga
<i>Ceph.</i> Cephalotaxus	<i>Tax.</i> Taxus Australotaxus		GROUPEMENT ANTILLAIS ET AMÉRIQUE CENTRALE
<i>Tax.</i> Amentotaxus Pseudotaxus Taxus Torreya (+ Jap.)	<i>Ar.</i> Araucaria Agathis		<i>Podo.</i> Podocarpus
<i>Pin.</i> Pinus Pseudolarix Keteleeria Cathaya Pseudotsuga Tsuga Picea (p) Abies (p) Ducampopinus	<i>Pin.</i> Pinus (Sum., Phi.)		<i>Tax.</i> Taxus
			GROUPEMENT SUD-AMÉRICAIN ET CHILIEN MÉRIDIONAL
			<i>Ar.</i> Araucaria
			<i>Podo.</i> Podocarpus Saxe Gothaca Dacrydium
			<i>Cup.</i> Austrocedrus Fitzroya Pilgerodendron

CARACTÈRE RELICTUEL DES GENRES DE CONIFÈRES TROPICAUX

Deux ordres d'arguments peuvent être présentés. Le premier ressort de l'examen des cartes établies par R. FLORIN. Le second est écologique et résulte des observations, bien qu'incomplètes, que j'ai pu faire au cours de voyages dans des pays tropicaux.



Pl. I. — Californie. Muir forest. Dans la forêt de Sequoia.

On ne peut manquer de constater en regardant les cartes de FLORIN la grande différence d'étendue entre certaines aires de Conifères, surtout entre celles des régions boréales tempérées et froides et celles généralement très réduites des genres des latitudes plus basses, ceux-ci étant le plus souvent étroitement endémiques. Au surplus, FLORIN, en situant les stations fossiles tertiaires ou crétacées de nombreux genres, indique quelle fut à ces époques l'extension probable, quelquefois considérable, de certains genres aujourd'hui à aires restreintes.

Considérons à titre d'exemples 3 cas particulièrement extraordinaires.

L'unique espèce vivante du genre chinois *Metasequoia*, *M. glyptostroboides*, était connue depuis longtemps à l'état fossile, lorsqu'il fut retrouvé à l'état vivant en 1946 dans quelques stations du sud de la Chine. Il existait au crétacé supérieur et au paléocène en Amérique du Nord, de l'Alaska à l'Ouest des U.S.A., au Groenland, au Spitzberg, jusqu'au 80° parallèle, en Mandchourie, en Corée. A l'oligocène il est toujours présent aux U.S.A., reconnu en Asie centrale, au pliocène au Kamshatka, au Japon. C'est dans son ensemble une aire boréale tertiaire considérable.

Deux autres également remarquables que je cite, bien qu'il s'agisse de Conifères de la flore boréale tempérée, mais parce qu'ils sont relatifs à deux espèces d'arbres géants que tout le monde connaît, au moins pour les avoir vus en photographie. Il s'agit des deux genres californiens *Sequoia* et *Sequoiadendron* qui constituent des forêts reliques sensationnelles. Les aires de ces genres sont réduites à de petites bandes longeant la côte californienne. Au crétacé inférieur et au paléocène ces genres étaient répandus jusqu'au Groenland, au Spitzberg, aux U.S.A., en Europe, et même au Japon (*Sequoia*). On ne peut manquer d'être étonné en mettant en parallèle la vigueur actuelle de ces géants millénaires, l'étroitesse de leur aire actuelle et leurs aires crétacées et tertiaires de grande amplitude. Les glaciations et les incendies sont vraisemblablement responsables de ces régressions.

Ces 3 espèces actuelles sont évidemment des fossiles vivants. Nous pourrions ajouter également le cas de ce non moins extraordinaire *Ginkgo*, genre chinois — mais que l'on classe aujourd'hui plutôt chez les préphanérogames — très répandu aujourd'hui dans les parcs en Europe (*G. biloba*).

J'ai relevé sur 2 tableaux (II, III) les genres à aires reliques des régions « tropicales » et, d'autre part, ceux des régions de moyenne et de haute latitude. Ainsi qu'on le constatera ces genres reliques sont très nombreux en zone tropicale et subtropicale. Ils forment la plus grande partie de la flore de nos Conifères « tropicaux ». C'est en réalité presque toute cette flore qui a ce caractère de relique.

Dans 2 autres tableaux (IV, V) j'ai cité les genres qui contrairement aux précédents ont des aires très étendues, soit d'un seul tenant, soit plus souvent disjointes. On observera que ces genres à aires vastes sont peu nombreux aux basses latitudes : *Cupressus*, connu en Asie du Sud-Est et en Amérique du Nord, était anciennement étendu en Europe. *Keteleeria*, actuellement en Chine et Indochine, était présent autrefois en Europe, au Japon et en Amérique du Nord. Des cas exceptionnels sont ceux de *Podocarpus*, genre austral à l'aire considérable en Asie, Afrique et Amérique; *Dacrydium* indomalais existe aussi au Chili.

Ces derniers genres tropicaux ont apparemment, à l'exemple de genres typiques des pays tempérés ou froids, tels que *Pinus*, *Abies*, etc., une grande puissance d'expansion. Mais ils sont peu nombreux à côté de ceux qui sont réfugiés dans des aires reliques. Je n'en ai retenu que 7 contre 26 sur le premier tableau. Ce n'est certes qu'une appréciation un peu subjective, mais elle mérite je crois d'être relevée.

TABLEAU II
FLORES DES RÉGIONS TROPICALES
GENRES A AIRE RELIQUES

ASIE, OCÉANIE, AFRIQUE		EXPANSION MÉSO- CÉNOZOÏQUE	AMÉRIQUE		EXPANSION MÉSO- CÉNO- ZOÏQUE
<i>Cup.</i>					
Papuacedrus	N° G.		Austrocedrus	Chili	
Libocedrus	N° Z., N° C.		Pilgeroden- dron	Chili	
Neocallitropsis	N° C.		Fitzroya	Chili	
Diselma	Tas.				
Fokienia	Ch., I.C.				
Calocedrus	I.C.		Calocedrus	Am. Calif.	
Octoclinis	Aust.				
Actinostrobus	Aust.				
Tetraclinis	Afr. N.	Eur.			
Widdringtonia	Afr. S.				
<i>Pod.</i>					
Acmopyle	N° C., Fidji		Saxe Gothea	Chili	
Phyllocladus	Phi., N° G., N° Z., Tas.	Aust.			
Microstrobus	Aust., Tas.				
Microcachrys	Tas.				
<i>Taxo.</i>					
Metasequoia	Ch.	As. Cent., Ch., Jap.			Am. N., Gro.
Glyptostrobus	Ch. S.	As. Cent., Jap.			Eur., Am. N., Am. N.
Cryptomeria	Ch. S., Jap.	Eur.			
Taiwania	Ch.	Jap., Eur., Spit.			
Sciadopitys	Jap.	Eur., Gro., Spit., Sib.			
Athrotaxis	Tas.	Aust., N° Z.			Chili

I. ABRÉVIATIONS :

N° G.	: Nouvelle-Guinée	Ch.	: Chine	Eur.	: Europe
N° Z.	: Nouvelle-Zélande	Ch. S.	: Chine du Sud	Spit.	: Spitzberg
N° C.	: Nouvelle-Calédonie	I.C.	: Indochine	Gro.	: Groenland
Aust.	: Australie	Jap.	: Japon	As. min.	: Asie mineure
Tas.	: Tasmanie	For.	: Formose	Flor.	: Floride
Phi.	: Philippines	Sib.	: Sibérie	Calif.	: Californie
Birm.	: Birmanie	Him.	: Himalaya	Ant.	: Antilles
Pén. Palm.	: Péninsule Palmer	Médit.	: Méditerranée		

TABLEAU II (suite)

ASIE, OCÉANIE, AFRIQUE		EXPANSION MÉSOCÉNOZOÏQUE	AMÉRIQUE		EXPANSION MÉSOCÉNOZOÏQUE
<i>Arau.</i> Araucaria	Aust., N° G.	N° Z., Tas., Inde, Eur., Gro., Afr. S. Sib.	Araucaria	Chili S., Brésil	Am. N. et S., Pén. Palm
<i>Pin.</i> Pseudolarix	Ch.	Jap., Eur., Spit.			
Cathaya	Ch.	Sib., Eur.			
<i>Tax.</i> Pseudotaxus Austrotaxus Amentrotaxus	Ch. N° C. Ch., I.C., For.	Eur.	Amentotaxus		Am. N.

TABLEAU III

FLORES DES RÉGIONS TEMPÉRÉES

GENRES A AÏRES RELIQUES

ASIE, OCÉANIE, AFRIQUE		EXPANSION MÉSOCÉNOZOÏQUE	AMÉRIQUE		EXPANSION MÉSOCÉNOZOÏQUE
<i>Taxod.</i>		Spit., Eur., Gro., Sib., Jap., Bir., Spit., Gro., Eur.	Sequoia	W. Am. N.	Am. N.
<i>Cup.</i> Thujopsis Platykladus	Jap. Ch., Birm., Jap.		Sequoiadendron	W. Am. N.	Am. N.
Microbiota Arceuthos	Ch. As. min.				
<i>Tax.</i> Torreya	Ch., Jap.	Eur.	Torreya	Calif., Flor.	Am. N.

TABLEAU IV
FLORES DES RÉGIONS TROPICALES
GENRES A AIRES ÉTENDUES, DISJOINTES OU NON

ASIE, OCÉANIE, AFRIQUE		EXPANSION MÉSO- CÉNOZOÏQUE	AMÉRIQUE		EXPANSION MÉSO- CÉNO- ZOÏQUE
<i>Arau.</i> Agathis	Indon., Aust., N° C., N° Z., N° G.				
<i>Taxo.</i> Cunninghamia	Ch.	Jap., Eur. Eur., Sib.	Taxodium	Am. N.	Am. N.
<i>Cup.</i> Callitris	Aust., N° C., Tas.				
Cupressus	Ch., Him., Moy.-Or., Sah.	Eur.	Cupressus	Am. W., Mex.	
<i>Podo.</i> Dacrydium	Indo., N° G., N° C., Fidji, N° Z., Tasm.		Dacrydium	Chili	
Podocarpus	Af., Ch., Jap., Indo. N° G., N° C., Fidji, Aust., Tas., N° Z.		Podocarpus	Am. cent., Andes, Brésil, Chili	
<i>Pin.</i> Keteleeria	Ch., I.C.	Eur., Jap.			Am. N.

ÉCOLOGIE DES CONIFÈRES TROPICAUX

N'est-ce pas dans les conditions ordinaires de leur environnement présent que l'on peut comprendre les causes de leur fréquente étroitesse territoriale comprise comme une phase de leur déclin? Une étude exhaustive

TABLEAU V
FLORES DES RÉGIONS TEMPÉRÉES
GENRES A AIRES ÉTENDUES, DISJOINTES OU NON

ASIE, OCÉANIE, AFRIQUE		EXPANSION MÉSO- CÉNOZOÏQUE	AMÉRIQUE		EXPANSION MÉSO- CÉNO- ZOÏQUE
<i>Cup.</i> Thuja	Jap., Corée		Thuja	Am. N.	
Chamaecyparis	Jap., For.	Eur.	Chamaecyparis	Am. N.	
Juniperus	Médit., Afr. N., Moy.-Or., As., Jap., Afr. E. tropicale.		Juniperus	Am. N., Ant., Mex.	
<i>Pin.</i> Abies	Eur., Asie		Abies	Am. N., Mex.	
Pseudotsuga	Ch., Jap.		Pseudotsuga	W. Am. N.	
Tsuga	Ch., Jap., Him.	Eur., Sib.	Tsuga	Am. N., E. et W.	
Picea	Eur., Sib., Ch., Jap., Him., As. min., For.		Picea	Am. N.	
Larix	Eur., Sib., Ch.		Larix	Am. N.	
Pinus	Eur., Sib., Médit., Ch., Jap., I.C.	Spitz.	Pinus	Am. N., Mex., Ant.	
<i>Cepha.</i> Cephalotaxus	Ch., Jap., I.C., For.	Eur.	Cephalotaxus		W. Am. N.
<i>Tax.</i> Taxus	Eur., Médit., Caucase, Ch., Him., Jap.		Taxus	Am. N., Mex.	

pour répondre à cette question voudrait que l'écologie de chaque espèce soit préalablement connue, ce qui est difficile et même pratiquement impossible à un seul écologiste, en raison de la dispersion des nombreuses espèces dans la zone tropicale du monde entier et des insuffisances de la bibliographie. Aussi est-il raisonnable de considérer la présente étude comme un essai personnel d'une méthode d'investigations qui pourrait être l'amorce d'autres, entreprises dans le même esprit de justifier une hypothèse qui ouvre des vues sur une étape de l'évolution du règne végétal.

A chacune de mes tournées dans la végétation tropicale je n'ai pas



Pl. 2. — Mexique. Près de Oaxaca. Alt. \approx 1 550 m. Le plus gros arbre du monde (38 m C). *Taxodium mucronatum*.

manqué d'observer en biologiste les conditions de station de chaque espèce de Conifère rencontrée et surtout comment elle se régénérât spontanément¹, ceci évidemment dans toute la mesure permise à un voyageur, ce que font rarement les purs botanistes préoccupés essentiellement de récoltes d'échantillons. Le caractère fragmentaire de mes recherches sur la régénération naturelle ne m'échappe pas. Des prospections et comptages détaillés comme ceux de M. S. JOHNSON à propos des *Agathis* d'Erromango aux Nouvelles-Hébrides (inéd.) sont exemplaires. Ces recherches écologiques sont de première importance dans le problème qui nous intéresse ici, puisqu'il est certain que les espèces essaient, prolifèrent ou disparaissent selon que les conditions d'environnement qu'elles requièrent sont satisfaites ou non. C'est parce qu'à une époque particulière ces conditions sont devenues

1. Toutes les photographies sont de l'auteur.

mauvaises que les aires des espèces se sont rétrécies et que certaines ont disparu.

Quelques observations générales peuvent au préalable être retenues. Les Conifères tropicaux sont souvent des éléments des flores montagnardes ou encore des flores ripicoles. Il existe peu d'espèces vivant en mélange intime avec les espèces d'Angiospermes dans la forêt dense feuillue de plaine. Il y a des exceptions intéressantes que je signalerai. Les Conifères sont généralement des espèces exigeant la pleine lumière, donc de préférence les terrains découverts. C'est un de leurs caractères biologiques essentiels¹. Leurs jeunes plants supportent difficilement l'ombre de la forêt feuillue, ni l'agression physique des branches basses des sous-bois épais et des lianes. Mais si, dans des circonstances stationnelles favorables, les jeunes plants de certaines espèces de grands arbres peuvent percer sans dommage l'écran du sous-bois feuillu, et qu'ils peuvent lancer alors librement leur tige vers le ciel, les arbres se développent vigoureusement et émergent au-dessus de la voûte feuillue. Ainsi se forment ces très curieuses forêts de très grands arbres (*Araucaria*, *Agathis*) constituant une haute futaie plus ou moins ouverte, dominant l'étage fermé sous-jacent d'une forêt feuillue.

Les Conifères en général sont très sensibles au feu. Leur répartition présente est largement l'effet des incendies de forêts. Cependant, cette affirmation doit être explicitée dans un double sens comme nous le dirons plus loin à propos de quelques exemples.

Beaucoup de genres et d'espèces sont typiquement montagnards. On a pensé quelquefois que ces Conifères recherchaient dans les sommets des montagnes des stations moins chaudes et qu'ainsi même ils étaient peut-être des reliques de flores anciennes tempérées ou froides, refusant actuellement les plaines chaudes occupées par une végétation feuillue exubérante. Ce n'est pas mon interprétation. Les Conifères avides de lumière, surtout les jeunes plants, se réfugient souvent sur les crêtes rocheuses, peu boisées, pour échapper à l'étouffement des espèces feuillues d'Angiospermes. L'altitude, c'est-à-dire les conditions de température, ne sont pas en cause; ces Conifères redoutent la concurrence de la flore touffue des Angiospermes. Celle-ci est moins pressante, ou même inexistante sur les crêtes rocheuses. C'est aussi la raison pour laquelle ils se tiennent parfois au bord des rivières, où la luminosité est plus forte. Un conflit est inévitable entre les Conifères et la forêt feuillue. C'est pourquoi dans les plaines celle-ci est aujourd'hui largement dominante ou même exclusive et pourquoi les Conifères de la flore très ancienne n'ont pas tous survécu au déchaînement de l'époque tertiaire des angiospermes.

Les observations de LAUBENFELS dans la « Flore de la Nouvelle-

1. Signalons ce cas écologique du *Taxus baccata* (If) de la famille des Taxacées qui est une exception d'une flore tertiaire de Gymnospermes capable de former des peuplements denses purs, éliminant pratiquement sous leur ombrage épais toute autre végétation ligneuse (angiospermiqne), et s'y régénérant. Des cas ont été cités notamment dans la forêt de montagne au sud de la mer Caspienne, où il n'existe d'ailleurs très curieusement aucun autre Conifère.



Pl. 3. — En haut : Nouvelle-Calédonie. Peuplement de *Dacrydium guillauminii* au bord de la rivière Madeleine. — En bas : Nouvelle-Calédonie. *Dacrydium arancarioides* et *Dracophyllum*, Maquis de la montagne des sources.

Calédonie », complétant celles de SARLIN et les miennes, me permettent par exemple d'indiquer comme suit la répartition écologique de quelques-uns des nombreux Conifères de la Nouvelle-Calédonie.

Arbres, arbustes, arbrisseaux des crêtes rocheuses, parfois en peuplements :

Araucaria (*montana*, *muelleri*, *humboldtensis*, *biramulata*, *rulei*, *sylvestris*, *scopulorum*, *schmidii*).

Agathis (*ovata*, *montana*).

Podocarpus (*gnidioides*, *décumbens*).

Libocedrus (*austro-caledonica*, *chevalieri*).

Dacrydium *araucarioides*.

Callitris *neocaledonica*.

Strictement sur le littoral, en bordure des plages :

Araucaria (*luxurians*, *nemorasa*, *columnaris*).

Ripicoles :

Dacrydium (*guillaumii*).

Callitris *sulcata*.

Decussocarpus *minor* (bois bouchon).

Neocallitropsis *pancheri*.

Libocedrus *yateensis*.

Dacrydium *vieillardii*.

Podocarpus *novae-caledoniae*.

Terrains découverts, maquis :

Podocarpus *lucieni*.

Dacrydium *balansae*.

Sous-arbrisseau parasitant en forêt dense les racines d'un petit arbre,

Falcatifolium *taxoides* :

Parasitaxus *ustus* (ex *Podocarpus* *ustus*).

Il reste cependant les espèces des forêts à basse altitude. Les plus remarquables sont d'abord de grands arbres, parfois très gros, du genre *Agathis* (*A. lanceolata*, *moorei*, *corbassonii*). Le genre m'a paru très exceptionnel parmi tous ces Conifères calédoniens, précisément parce qu'il a le même comportement que celui des arbres habituels de la forêt. Il a le même port et se régénère naturellement dans la forêt. Les graines cependant germent plus aisément, et les jeunes plants se développent mieux dans les sous-bois clairiérés. Il en est de même de certains *Araucaria* colonnaires qui pointent leurs hautes flèches au-dessus du dôme de feuillage de la forêt (*A. bernieri*, *laubenfelsii*, *sabulata* en Nouvelle-Calédonie, *A. cunninghamiana*, *bidwillii* au Queensland). En Indonésie les *Agathis* se mélangent de même avec la flore tropicale humide, même à basse altitude (*A. loranthifolia* à Java, *A. borneensis* à Bornéo, *A. palmerstonii*, *microstachya*, *robusta*, au Queensland. La forêt d'Erromango (Nouvelles-Hébrides) est une forêt de *Calophyllum* dominée par de grands *Agathis* isolés ou groupés. La régé-



Pl. 4. — A gauche : Nouvelle-Calédonie. Forêt dense, un gros *Agathis*. — A droite : Nouvelle-Calédonie, Vallée de la Boghène. Un jeune *Agathis moorei* dans une clairière.

nération des *Agathis* est abondante et semble pouvoir assurer la régénération naturelle de l'espèce (M. S. JOHNSON).

Au Cambodge, *Dacrydium pierrei* est une espèce dominante de forêts denses basses, en plaine sur sol mouilleux, et des fourrés avec *Podocarpus* sur les sommets des montagnes ou sur des plateaux soumis à des brouillards fréquents et aux vents. La régénération naturelle dans ces stations spéciales, édaphiques ou climatiques, est très abondante (ROLLET).

Les *Agathis*, *Araucaria*, *Dacrydium* supportent bien le couvert forestier, mais se régénèrent mieux dans les parcelles éclaircies. Sans doute est-ce à cette biologie souple que les aires de ces espèces se sont conservées dans le monde sur des superficies quelquefois importantes. En Amérique, un *Araucaria* constitue des hautes futaies pures spectaculaires au Brésil sous un climat doux et pluvieux (*A. angustifolia* (= *brasiliensis*), le pin dit de Parana), au-dessus de 700 m dans les États du sud, au-dessus d'une forêt hétérogène tropicale à sous-bois épais de *Phæbe porosa*, ou même à des altitudes au-dessus de 1 600 m, dominant des sous-étages épais de feuillus et de *Podocarpus lambertii* (Campos de Jordao) où l'on comprend mal que les *Araucaria* puissent se régénérer spontanément. Ces forêts sont coupées de savanes herbeuses nues (campos limpos) qui permettent peut-être une extension de la forêt à *Araucaria* au-delà de ses lisières. Je n'ai observé aucune régénération de l'*Araucaria* en forêt — dans celles que j'ai pu voir en Amérique du Sud. J'ai même un moment pensé que l'*Araucaria* brésilien avait envahi les « campos limpos » et que, dans ces peuplements nouveaux, la végétation autochtone s'était ensuite installée en sous-bois, donnant son aspect actuel à deux étages à la forêt. Les incendies de forêt recréent ensuite occasionnellement les campos. Il faudrait pouvoir vérifier la réalité de la succession hypothétique : campos limpos-envahissement par les *Araucaria*-forêt typique d'*Araucaria* à sous-bois épais de feuillus tropicaux-incendies-campos limpos. En Australie et en Nouvelle-Calédonie, les *Araucaria* s'infiltrent dans la forêt feuillue, mais n'y constituent pas de véritables peuplements denses comme en Amérique. Je ne connais pas la forêt chilienne d'*Araucaria* étendue dans une bande au-delà de la zone subtropicale vraie (37-40° lat. S), entre la côte et la Cordillère des Andes (jusqu'à 1 800 m).

Parmi les genres qui sont assez solidement installés dans la zone inter-tropicale pour y constituer de véritables forêts stables conservant leur individualité, il convient d'ajouter *Cunninghamia* à la frontière Chine-Birmanie-Laos (jusqu'à 2 000 m). Les *Cunninghamia* ont la remarquable propriété, rare chez les Conifères, de pouvoir rejeter de souche.

Les *Callitris* en Australie sèche, sur sable, constituent des peuplements clairs, très ouverts, très sensibles à l'incendie.

En Afrique orientale le genre *Juniperus* forme avec l'unique espèce de grand arbre, *J. procera*, d'importantes forêts de montagne, à l'étage optimum de 2 100-2 700 m : au Kenya (1 800-2 850 m), en Éthiopie (2 200-3 300 m), en mélange avec une flore tropicale de haute altitude qui comprend aussi deux représentants du genre *Podocarpus*. Le genre *Juniperus* est représentatif de la flore tempérée et froide boréale. Sa présence de part et



Pl. 5. — En haut : Nouvelle-Calédonie. Forêt littorale de Gadji. Baie des crabes. Peuplement d'*Araucaria*. — En bas : Nouvelle-Calédonie. Peuplement littoral d'*Araucaria*. Baie des tortues.

d'autre de l'équateur, de l'Érythrée à la Tanzanie et au Malawi (Nyasaland) d'une seule espèce, affine du groupe méditerranéen des *Juniperus*, est vraisemblablement une intrusion exceptionnelle, favorisée par l'orientation orographique N-S des hautes chaînes de l'Afrique orientale. Cette hypothèse est confirmée par l'écologie. Ce *Juniperus* ne se régénère pas normalement dans la vieille forêt dense. Les incendies et défrichements seuls le lui permettent. Il envahit les espaces découverts à proximité de la forêt, laquelle se reconstitue sous et après lui. C'est un processus étrange de progression et de maintien d'une flore biologiquement inadaptée en milieu tropical, incapable en tous cas de concurrencer la flore tropicale, et par conséquent vouée à la disparition sauf les circonstances favorables exceptionnelles du feu et des défrichements. Des observations suivies montreraient probablement cette dynamique des écosystèmes plus fréquente qu'on le penserait *a priori*.

Au Malawi (Nyassaland) un *Widdringtonia* forme des petits peuplements purs jusqu'à 2 100 m d'altitude, probablement d'origine secondaire sur l'emplacement d'anciennes forêts incendiées. Les jeunes sujets se développent mal dans la forêt fermée, à moins d'être dégagés.

Le considérable *Podocarpus*, avec plus de 70 espèces, compte des espèces géantes, mais aussi des arbustes tels que le curieux *P. palustris* (Buchholz) (= *Decussocarpus minor* (Carrière) de Laubenfels) vivant au bord des rivières et des lacs en Nouvelle-Calédonie avec son fût gonflé à la base comme celui d'un jeune baobab, et un arbuste parasite *Parasitaxus ustus* (ex *Podocarpus ustus*).

Les *Podocarpus* se trouvent en forêt tropicale à toutes altitudes. Le genre est pantropical et l'Afrique, contrairement à beaucoup d'autres genres, n'en est pas exempt, depuis l'Afrique du Sud jusqu'en Éthiopie. Il coiffe curieusement le sommet des massifs volcaniques au Cameroun et à Fernando Po, sans se mélanger à la forêt dense feuillue des basses altitudes. En Amérique du Sud il remonte la Cordillère des Andes jusqu'au Mexique, occupe les Antilles. En Asie il débord largement sur la Chine, atteignant même le sud du Japon. Dans l'ensemble, son aire générale est nettement australe. Il n'est pas signalé dans les flores fossiles de l'hémisphère boréal d'une façon certaine. C'est donc un de ces rares genres qui paraissent à leur aise dans les actuelles formations tropicales et subtropicales. C'est un élément de la forêt de montagne, mais il n'y constitue pas de véritables forêts, du moins de grande étendue. Je n'ai connu des peuplements purs que d'un grand *Podocarpus rospigliosii* au Vénézuéla (Andes de Mérida, forêt des nuages, 2 400 m).

LE GENRE *PINUS* DANS LA ZONE INTERTROPICALE

Ce genre qui nous est si familier est incontestablement de l'hémisphère boréal et pancontinental. GAUSSEN, dans sa récente révision, lui attribue 127 espèces dont plus de la moitié en Amérique du Nord. DEBARZAC accorde un nombre de l'ordre de 120 espèces. Son apogée se place au



Pl. 6. — En haut : Brésil. Campos de Jordao. Forêt d'*Araucaria angustifolia* coupée de campos limpos. Alt. \approx 1 700 m. — En bas : Australie. Vers Inglewood, Queensland. Braingally state forest. Bois de *Callitris*.

tertiaire et peut-être au crétacé. Nous avons l'habitude de le considérer comme représentant la zone froide et tempérée, mais en réalité il y a de nombreuses espèces subtropicales et même il faut placer un centre remarquable de foisonnement du genre au Mexique tropical et subtropical (38 espèces + 25 variétés ou formes). Les forêts de pins mexicains remplacent vers 1 200-2 000 m d'altitude la végétation tropicale, souvent en mélange avec les chênes. La forêt de pins-chênes est une remarquable entité biologique et physiologique mexicaine. Elle s'interrompt au sud du Honduras, les chênes seuls continuent par l'isthme de Panama leur progression vers l'Amérique du Sud, stoppée un peu plus bas en Colombie.

Les pins tropicaux ont la même écologie que tous les pins. Ce sont des espèces avides de lumière, qui ne supportent pas ou mal l'ombre de la forêt feuillue, tempérée ou tropicale. Ils se régénèrent bien en plein découvert. Souvent, des graines ailées et légères facilitent leur dissémination par le vent. Ce sont des espèces colonisatrices typiques. Elles sont généralement frugales et peuvent se maintenir dans les contrées arides sous l'aspect de peuplements très ouverts. Leur croissance est rapide. Aussi, toutes ces qualités en font des espèces de reboisement fort appréciées. Elles sont plantées en si grande quantité en Europe que la conception biologique que l'on peut avoir du genre *Pinus* en est faussée et qu'en particulier notre thèse du déclin des Conifères peut paraître aberrante si l'on songe en même temps à la prolifération des pins autour de nous. En réalité, seuls les peuplements d'altitude sont à leur vraie place écologique et toutes les forêts de pins de plaine ou de faible altitude ont une existence artificielle et inévitablement très temporaire si l'on extrapole au-delà des quelques décennies des âges ordinairement concédés pour leur exploitation. La réaction de la nature à l'égard de ces plantations établies à la place de la forêt feuillue naturelle, en France du moins, sont parfois des croissances et des formes médiocres et surtout une stimulation des invasions d'insectes et de champignons qui font périr des forêts entières. On peut en lire de nos jours les fréquents comptes rendus dans la presse spécialisée.

Mais revenons à la carte trompeuse de la répartition des forêts de pins. Dans l'est de l'Amérique du Nord (U.S.A.), les forêts de pins sont le résultat du déboisement des forêts feuillues anciennes. La forêt de pins de la Caroline du Sud est due à la conquête spontanée des friches dans une région agricole déboisée pour cultiver le maïs, puis le coton, où ces cultures furent successivement abandonnées et le sol alors livré à une érosion parfois intense : cette forêt de pins a succédé à une forêt primitive de chênes, *Liriodendron*, hickory. Aujourd'hui, un des pins envahisseurs, *P. echinata* (short leaf), est attaqué par un agent pathogène inconnu. De même, en Floride, le « pineland » est dû à une colonisation des pins consécutive au déboisement. Après exploitation, il est reconstitué aujourd'hui par plantations, quelquefois avec emploi de techniques utilisant le feu. Les parcelles plantées sont envahies en effet par une végétation dense de palmiers qui, si elle n'était pas stoppée, entraverait la croissance des jeunes pins. Pour l'éliminer commodément on met le feu à cette broussaille de palmiers. Le choix de la période est délicat. Si le feu est mis dans une parcelle trop

âgée, le feu risque de mettre le feu à la plantation; dans une plantation trop jeune, il peut détruire les bourgeons des petits pins.

L'écart biologique entre l'ancienne forêt feuillue et la forêt de pins qui l'a remplacée est encore plus sensible dans les plantations d'un autre pin de Floride sur sables secs, *P. clausa* (forêt d'Ocala). La régénération naturelle ne se fait qu'après avoir mis le feu à la forêt. Il découvre le sol,



Pl. 7. — Australie. Un *Araucaria bidwillii*.

grille les écailles des pommes de pin, libérant les graines, qui peuvent alors germer. Sans feu, plus de régénération. Le sol est alors envahi par un fourré de chênes et d'arbustes à feuilles persistantes qui tentent de reconstruire la forêt primitive de feuillus.

J'ai quelque peu insisté sur ces exemples pour montrer comment la forêt de pins, même de belle apparence et économiquement prometteuse, est éloignée d'un état d'équilibre biologique normal. Laisse à elle-même elle disparaîtrait faute de régénération; c'est une forêt feuillue qui reprendrait la suite, celle qui serait biologiquement à sa place. Les forêts de pins des plaines et des basses altitudes d'une façon générale ne sont pas en



Pl. 8. — En haut : Mexique. Entre Morelia et Toluca. Forêts de pins. Alt. \approx 2 600 m. —
En bas : Cambodge. Peuplement de *Pinus merkusii* sur le plateau de Kirirom.
Alt. \approx 700 m.

équilibre biologique. Il faut l'astuce et les artifices des hommes, les opportunes distractions temporaires des insectes et des champignons et la chance pour permettre quand même, contre la nature, de réussir des plantations « indéfiniment » rentables. Le raisonnement scientifique du biologiste ne correspond pas au raisonnement empirique du forestier économiste car leur échelle de temps est différente.

En montagne, la situation est différente. Il existe des espèces de pins qui sont bien adaptées au milieu montagnard. Au Mexique, à des altitudes de 1 300 à 3 000 m, la forêt de pins est dans son domaine¹ au-dessus de l'emprise normale de la végétation tropicale qui, dans ce pays, n'atteint pas cette altitude de 1 300 m. Entre Durango et Mazatlan, dans la Sierra Madre occidentale, la route du Pacifique traverse de grandes et belles forêts de pins à plusieurs espèces mélangées, entre 1 300 m et 2 400 m d'altitude, mêlées de chênes, puis d'aulnes aux plus hautes altitudes. Cette forêt mexicaine de chênes s'étend le long de la Sierra Madre, du nord au sud, jusque dans le sud de l'État de Chiapas sur 2 000 km. Est-ce une forêt climacique? En réalité, cette forêt a le plus souvent l'aspect d'une forêt claire. Elle est toujours affectée par les feux de pâturage allumés par les pasteurs qui détruisent les sous-bois et la régénération naturelle pour favoriser l'herbe. Les feux parcourent toutes les forêts de pins à des intervalles de temps généralement inférieurs à 5 ans (HUGUET), ce qui explique l'ordinaire faible densité des pins. Les feux n'affectent d'ailleurs que les jeunes pins au-dessous de 5-6 m de hauteur. HUGUET estime encore que 5 années de protection intégrale contre les feux suffisent pour que s'installe un sous-bois de jeunes pins et d'autres espèces. Les chênes partagent le sort des pins. La pinède claire associée à la chênaie claire au Mexique est un remarquable faciès dégradé de la végétation naturelle. Dans les zones les plus montagneuses à faible densité de population, où le feu pénètre moins, on trouverait des forêts assez épaisses avec un sous-étage d'espèces feuillues.

Les pins mexicains peuvent localement descendre à des altitudes plus basses dans l'étage inférieur tropical, prenant la suite de la végétation tropicale lorsque celle-ci est incendiée par l'homme, toujours pour étendre ses pâturages.

Ce phénomène est universel : alliance du genre *Pinus* et de l'incendie. Il est bien connu dans toute la région méditerranéenne. Les incendies ravagent en été les forêts de pins, mais en détruisant le sous-bois buissonnant et découvrant ainsi le sol, ils favorisent la régénération des pins. Le cycle biologique du pin est ainsi fermé, mais cela est hors du cadre perturbé de l'aménagement touristique.

En Asie tropicale on retrouve les mêmes processus. Les forêts indo-chinoises de pins (Dalat au Vietnam, alt. > 1 200 m, Kirirom au Cambodge, ± 700 m) sont des formations pyrophiles établies sur des plateaux. Ils sont sillonnés de galeries forestières où s'est défendue la végétation tropicale

1. Les *Pinus rudis* et *hartwegii* ont le record de l'altitude des pins en Amérique, en surmontant jusqu'à 3 500 m sur les versants du Popocatepelt la forêt de sapins et de cyprès.

autochtone. Les pins se régénèrent bien sur ces plateaux savanisés, tant que l'incendie ne les détruit pas à leur tour. Le *Pinus merkusii* peut même descendre au Cambodge dans les plaines et s'installer dans les clairières ouvertes par le feu dans la végétation feuillue, installation qui ne peut durer que le temps nécessaire à l'ancienne forêt pour reprendre sa position



Pl. 9. — Brésil. Environs de Sao Paulo. Plantation de *Cunninghamia lanceolata* âgée de 29 ans. All. \approx 1 000 m. Espèce originaire de la Chine du sud.

dominante, refoulant alors toute possibilité de régénération naturelle des pins. Le pouvoir envahisseur du *Pinus merkusii* s'est manifesté jusque dans le nord de Sumatra, en pleine zone équatoriale, effet de sa pyrophilie associée à son anthropophilie.

Un autre cas plus extraordinaire d'une intrusion des pinèdes en pays tropical à faible altitude, sur une assez grande échelle, est celui des savanes du Honduras envahies par le *Pinus caribaea*, espèce originaire des montagnes de Cuba. La forêt tropicale originelle est refoulée dans les parties basses du relief, tandis que les parties hautes sont savanisées, incendiées, puis colonisées par les pins.

Les plantations de pins originaires de pays tropicaux peuvent réussir en pays même équatorial, à la condition qu'elles soient faites en terrain découvert, à l'abri de la concurrence de la flore feuillue spontanée, mais vouloir introduire des pins dans la forêt dense tropicale préalablement défrichée serait une hérésie, à moins de les défendre par des éclaircies dispendieuses, et encore la réussite finale serait très douteuse.

Ainsi le réel pouvoir colonisateur du genre *Pinus* ne doit pas faire illusion pour juger du fait général de la déchéance des Conifères du monde tropical compris au sens large. Les sursis qui leur sont parfois curieusement apportés par l'intervention des feux ne peuvent dissimuler leur déclin mondial devant l'emprise lente, tenace, inexorable de la végétation des Angiospermes. Les magnifiques *Araucaria* et *Agathis* qui, encore, surclassent spontanément dans l'hémisphère austral sporadiquement la forêt feuillue, n'auront qu'un temps, à moins que l'homme n'intervienne pour créer des plantations. Nous assistons à des épisodes de la régression d'un ordre de végétaux qui se poursuit depuis des dizaines de millions d'années et qui, dans quelques millions d'années encore, aboutira à sa réduction à des fossiles vivants, tels que *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, etc., puis à une extinction définitive. Cependant, nous excluons évidemment de cette extinction les espèces qui réussiront à se réfugier dans des stations écologiques de haute altitude. Pas de danger non plus pour les Conifères des zones froides que le climat défend naturellement contre l'invasion des Angiospermes. Nous rappelons que nous n'examinons ici que le sort de l'antique flore des Conifères tropicaux qui précéderent dans les périodes crétacé et tertiaire inférieur le développement de la flore angiospermique et qui se maintiennent encore de nos jours dans les régions chaudes ou tempérées chaudes.

Nous pouvons par ailleurs assister encore aujourd'hui à des disparitions rapides de certains genres, consécutives à des détériorations récentes du climat, en fait à des assèchements. C'est le cas au Sahara central d'un cyprès, *Cupressus dupreziana*, victime de la dernière période d'assèchement saharienne. Cet arbre vit encore au Tassili des Ajjer (25°-26°5), à 1 850-2 000 m d'altitude. Sa disparition est proche, c'est un fossile vivant typique. Il ne se régénère plus. Les arbres survivants — 153 ont été dénombrés — ne se régénèrent plus. Ils fructifient, mais les graines ont une faculté germinative très diminuée. L'espèce est devenue sénile, les graines sont stériles.

Les anomalies dans l'aire de certains genres s'expliquent par la concurrence des Angiospermes ainsi que nous y avons insisté, mais aussi évidemment par les changements climatiques survenus durant l'époque méso-cénozoïque, dus eux-mêmes soit à des déplacements de l'équateur — théorie peu en faveur aujourd'hui — où, ce qui depuis quelques années bouleverse la géomorphologie, plutôt à des déplacements relatifs des océans et des continents, c'est-à-dire à des changements dans la physionomie de la face de la Terre. A notre point de vue de l'explication des aires des familles et des genres cela revient sensiblement au même puisque celle-ci est évidemment liée aux changements intervenus dans les climats, l'orographie et les

connections continentales. Le Sahara connu au crétacé des forêts de Conifères à plan ligneux d'Araucariales (BOUREAU, BATTON), dont il reste des fûts silicifiés.

CONCLUSIONS

La réduction et les disjonctions généralisées des aires géographiques des genres de Conifères tropicaux, depuis l'ère méso-cénozoïque, conséquence de l'expansion des Angiospermes dans un monde terrestre avant et après la séparation des continents.

L'amplitude longitudinale parfois considérable de certains genres, leurs disjonctions intercontinentales parfois extraordinaires, peuvent être l'effet de migrations dues à la puissance d'expansion de certains genres, à certaines époques, se manifestant suivant les possibilités de déplacements offertes dans un monde mouvant. C'est une hypothèse vraisemblable qui venait naturellement à l'esprit pour relier entre eux des fragments d'aires dispersés aujourd'hui sur des distances considérables. Elle correspond à celle de l'origine monotopique de genres, tribus et familles, suivies de lointaines migrations. Il est, je crois, incontestable que certains genres à des époques géologiques récentes ont émigré à la faveur de chaînes de montagnes convenablement orientées pour leur progression. Aujourd'hui, ils ont des aires fragmentaires linéaires ou laciniées, suivant les axes montagnards, et traversent même l'équateur (*Juniperus*, *Podocarpus*).

Les hypothèses sur les ponts continentaux permettant aux groupes floristiques de franchir les océans et de passer d'un continent à un autre ne sont plus guère défendables devant les récentes découvertes sur le relief des fonds océaniques, et les hypothèses sur les dérives continentales.

On peut aussi concevoir l'état initial d'aires archaïques terrestres déjà fixées sur une Terre peut-être même non encore découpée en continents, chaque genre archaïque monotopique ou polytopique ayant occupé tout l'espace que lui permettaient les conditions géographiques et climatiques régnaient.

Quelle que soit l'hypothèse première, il y eut dans des phases ultérieures un amoindrissement et un morcellement graduels des aires pour aboutir généralement comme nous l'avons montré à un amenuisement des fragments d'aires, à la disparition de certains d'entre eux, puis finalement à la dispersion géographique actuelle d'aires reliques. Quelques genres — rappelons-le — ont plus ou moins échappé à cet éclatement et cet amenuisement géographique.

Des modifications géoclimatologiques (déserts, continentalité) et orographiques sont certainement la cause de nombre de morcellements d'aires, de même qu'une connaissance des processus de l'évolution phylétique permettrait peut-être d'expliquer l'isolement d'autres genres chronologiquement plus récents ou aussi la formation de groupements floristiques polyphylétiques. Mais nous pensons que la cause la plus générale de cet

émiettement des aires et fragments d'aires génériques est due à la concurrence de la flore des Angiospermes qui a pris en grande partie la place des Gymnospermes et tout particulièrement celle des Conifères. Nous avons donné des exemples de ces étapes d'élimination des Conifères tropicaux qui ne trouvent place dans la végétation actuelle que dans des stations refuges, ou encore qui se maintiennent pied par pied au sein d'une nature où leur régénération se fait encore sporadiquement. D'autres causes de régression, d'ordre physiologique et génétique, sont également possibles mais mal déterminées.

Notre hypothèse initiale est que tous les Conifères eurent leur origine dans la zone intertropicale, creuset de la vie végétale ligneuse, de même que les Angiospermes surgiront dans la même zone plus tard, concurrençant et éliminant les Conifères par leur densité d'occupation et d'ombrage, leur croissance rapide, gênant ou empêchant leur régénération dans les sous-bois. Lors de la prolifération des Angiospermes tropicales, les genres de Conifères ont déjà assis spatialement leur occupation; ils se sont partagés la zone intertropicale. D'autres genres ont débordé de cette zone, ils se sont adaptés à des climats tempérés chauds, tempérés froids et froids. L'hémisphère boréal a offert d'immenses territoires périarctiques libres à leur puissance d'invasion. Il n'en est pas de même dans l'hémisphère austral où, au sud des tropiques, les terres ne présentent que des champs d'expansion relativement limités. C'est donc vers le nord que les Conifères utiliseront ce potentiel d'occupation que nous observons à notre temps, en plaine dans les pays froids et en montagne sous les climats tempérés. C'est l'apogée des *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Larix*, etc., contenue ou refoulée aux époques glaciaires quaternaires.

Mais la foule des Conifères de la zone intertropicale doit faire face à l'invasion de la flore angiospermique. Les aires des genres se morcellent, se rétrécissent et ne subsistent que sous forme de ces aires reliques, fondement de notre étude. Certaines dérivant d'aires probablement plutôt boréales, se maintiennent dans l'hémisphère nord (genres laurasiens), d'autres au contraire plutôt australes laissant des vestiges dans l'hémisphère austral (genres gondwaniens). Dans la zone équatoriale proprement dite, peu de Conifères restent en place, sauf sur les sommets des montagnes, où très exceptionnellement en plaine (*Podocarpus*, *Agathis*, *Araucaria*). Ainsi apparaît cette division en deux flores boréale et australe (laurasienne et gondwanienne) des Conifères tropicaux.

Notre hypothèse peut encore remonter plus loin dans le temps. Comment ne pas être impressionné par la présence de ces fossiles de Conifères tropicaux et subtropicaux signalés en grand nombre par FLORIN dans la zone arctique : *Metasequoia*, *Taiwania*, *Sciadopitys*, *Araucaria*, *Pseudolarix* (Groenland, Alaska, Spitzberg, Sibérie). Les déplacements des continents nous fournissent facilement l'explication, si nous admettons qu'il y eut de fait un déplacement d'ensemble de la bande biologique équatoriale, au mésozoïque vers le sud, c'est-à-dire un déplacement de la Laurasie vers le nord et ainsi un déplacement apparent de l'équateur. Les genres que nous venons de citer, genres subtropicaux, furent dans le passé bien à leur

place dans une zone climatique chaude, aujourd'hui froide, qui s'étendait de l'Alaska au sud du Groenland et au Spitzberg. Il est impossible qu'il en fût autrement. Les géophysiciens nous en apporteront un jour la preuve.

Les expansions longitudinales et les disjonctions extraordinaires de certains Conifères, d'un continent à d'autres à des latitudes équivalentes, s'expliquent par les coalescences continentales antécédentes. La curieuse flore chilienne de Conifères, apparentée aux flores australienne et mélanésienne (*Araucaria*, *Athrotaxis*, *Podocarpus*, *Dacrydium*, divers genres de cypressacées), fit partie, ainsi que nous l'avons dit précédemment, d'une grande bande australe plus ou moins continue qui reliait l'Amérique du Sud à la Mélanésie par le continent antarctique. Les fossiles d'*Araucaria* de la péninsule Palmer, pointe extrême du continent antarctique dirigée vers la pointe sud de l'Amérique du Sud, de l'Afrique du Sud et même, peut-être, ceux de l'Inde alors séparée du continent asiatique, sont des jalons vestiges de la liaison ancienne du genre par le continent antarctique.

Au surplus, de nombreux fossiles d'Araucariales du trias supérieur au jurassique supérieur, ont été reconnus (FLORIN) aux États-Unis et en Europe, et d'autres isolés signalés au Groenland et en Sibérie.

La séparation avec les *Araucaria* de l'hémisphère austral est nette. Il est possible qu'il s'agisse de genres disparus d'Araucariées boréales. Il y aurait eu alors au jurassique des genres distincts en deux groupes séparés, l'un boréal, l'autre austral, comme chez les Fagacées, *Fagus*, strictement boréal, est proche de *Nothofagus*, strictement austral.

On ne peut éviter aussi de faire un rapprochement entre les extensions mésozoïques et cénozoïques de certains genres subtropicaux vivants, signalées dans les tableaux II, III, IV, dans les régions aujourd'hui péri-arctiques, entre l'Alaska, le Groenland, le Spitzberg et la Sibérie, et la flore jurassique des genres éteints de Conifères signalée par FLORIN, qui était riche en genres répandus de l'Amérique du Nord à l'Europe, à la Sibérie et à la Chine.

Ces régions septentrionales de la Laurasie étaient alors tropicales, subtropicales, ou tempérées chaudes, pour qu'une flore de Conifères subtropicaux ait pu s'y installer. Il faut aussi admettre, après cette période géologique, un déplacement d'ensemble de ces régions vers le nord, c'est-à-dire vers leur position actuelle par rapport à l'équateur. Le refroidissement qui en fut la conséquence élimina toute la flore « chaude » et favorisa au contraire l'expansion vers le nord de la flore « froide » de ceux des Conifères archaïques proches de la flore actuelle des régions nordiques.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE RÉCENTE

- AUBRÉVILLE, A. — Quelques problèmes forestiers au Brésil. La forêt de pins de Parana. Bois et For. des Trop. : 102-117 (1948).
AUBRÉVILLE, A. — Au pays des eaux et des forêts (Cambodge). Bois et For. des Trop. 52 : 49-56 (1957).
AUBRÉVILLE, A. — Les forêts tropicales denses australiennes et leurs Conifères. Bois et For. des Trop. 104 : 4-16 (1965).

- AUBRÉVILLE, A. — Les reliques de la flore des Conifères tropicaux en Australie et en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 5, 4 (1965). Nombreuses photographies.
- AUBRÉVILLE, A. — Vues d'ensemble sur la géographie et l'écologie des Conifères et Taxacées à propos de l'ouvrage de Rudolf Florin. *Adansonia* 4, 1 : 8-18 (1964).
- AUBRÉVILLE, A. — Biologie et paléontologie végétale. Sur les manifestations du déclin des Conifères tropicaux. *C. R. Ac. Sc., Paris, sér. D*, 276 : 717-720 (1973).
- BARRY, BELIN, CELLES, DUBOST, FAUREL et HETHENER. — Essai de monographie du *Cupressus dupreziana* A. Camus. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.* 61 : 1-2, Alger (1970).
- BATTON, G. — Contribution à l'étude anatomique et biostratigraphique de la flore du continental intercalaire saharien. *C.N.R.S., Géol.* 6 (1965).
- BOUREAU. — Études paléoxylologiques du Sahara. *Bull. du Mus. Nat. d'Hist. Nat.* (1947-1949-1950-1951-1958).
- CARATINI, C., VAN CAMPO, M. et SIVAK, J. — Pollen de *Cathaya (Abietaceae)* au tertiaire en France. *Pollen et spores* 14 (2) : 169-172 (1972).
- DEBARZAC, E. F. — Manuel des Conifères. *Éc. Nat. Eaux et Forêts Nancy* (1964).
- EMBERGER, L. — Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants (1968).
- FLORIN, R. — The distribution of conifer and taxad genera in time and space. *Acta Horti Bergiani* 20, Uppsala (1963). Additions and corrections 20, N : 6 (1966).
- Forestry and Timber bureau. — Forest trees of Australia, Canberra (1962).
- GAUSSEN, H. — Les Gymnospermes actuelles et fossiles. *Genre Pinus* 6, 11 (1960). Araucariacées, Cephalotaxacées 11 Toulouse (1970). *Travaux du Laboratoire forest. Toulouse.*
- HUGUET, L. et MEJORADA, N. S. — Les Conifères du Mexique. *Unasylya* (1967).
- JOHNSON, M. S. — New Hebrides Condominium, Erromengo forest inventory. *Tolworth Survey, England* (1968).
- LAUBENFELS, D. J. DE. — Gymnospermes in A. AUBRÉVILLE, *Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances* 4 (1972).
- LAUBENFELS, D. J. DE. — A revision of the malasian and pacific rain forest Conifers. I. *Podocarpaceae*, in part. *Journ. Am. Arb.* 50, 2-3 (1969).
- MOSSADEGH, A. — Contribution à l'étude des peuplements de *Taxus baccata* L. en Iran. *Rev. for. française* 6 (1971).
- ROLLET, B. — La végétation du Cambodge. *Bois et For. des Trop.* 146 (1972).
- SARLIN, P. — Bois et forêts de la Nouvelle-Calédonie. *Centre tech. for. trop.* (1954).
- WEBB, L. J. — A physionomic classification of australian rain forests. *Écol.* 47 (1959).
- WEBB, L. J. — Environmental relations ships of the structural types of australian rain forest vegetation. *Écol.* 49, 2 (1968).
- WIMBUSH, S. H. — Natural succession in the pencil cedar forest of Kenya colony. *Emp. For. Journ.* 16, 1 (1937).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.